Versuch der Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen zwischen einigen zentralasiatischen Muriden [1])

Von

JOCHEN NIETHAMMER, Bonn

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen rezenten Tierarten werden aufgrund ihrer abgestuften Ähnlichkeit geschätzt, solange zuverlässigere Indizien wie Fossilreihen oder Aminosäuresequenzen in homologen Proteinen nicht bekannt sind. Die Schwierigkeit des Verfahrens liegt darin, daß Merkmalsunterschiede nicht mit einem allgemeingültigen Maßstab gemessen werden können und daß sich Merkmale in unterschiedlichem Tempo und häufig parallel oder konvergent verändern. Konstruiert man aber Dendrogramme nach unabhängigen Merkmalen, führen Fehleinschätzungen einzelner Abstände zu unterschiedlichen Verzweigungsschemata. Falsche Wertungen können auf diese Weise erkannt und eliminiert werden. Das Verfahren soll hier für einen kleinen Ausschnitt aus der Nagerfamilie der Muridae versucht werden.

Die Muridae in der Abgrenzung von Misonne (1969) bilden eine der formenreichsten Säugetierfamilien. Abgesehen von der Zusammenfassung nahe verwandter Arten bestehen aber kaum Vorstellungen über verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Familie. Misonne (1969) hat die Molaren der meisten Arten untersucht und daraus Hinweise auf ihre Evolution und die Beziehungen zwischen den Arten gewonnen. Da die Molaren aber in enger Beziehung zur Ernährungsweise stehen, geben Abwandlungen hier häufig nicht über den tatsächlichen Verwandtschaftsgrad Auskunft. Das dürfte auch für die hier zu behandelnden Gattungen *Bandicota* und *Nesokia* gelten.

Die Beziehungen zwischen den folgenden Arten sollen betrachtet werden. In ( ) die im folgenden Text verwendete Abkürzung des Namens:

Bandicota bengalensis (Bb)
Bandicota indica (Bi)
Maxomys eha (Me)
Maxomys niviventer (Mn)
Nesokia indica (N)
Rattus rattus und *R. rattoides* (R)

---

[1]) Herr Prof. Dr. M. Eisentraut zum 75. Geburtstag gewidmet. Seinen Arbeiten über die Gaumenfalten der Muriden verdankt die vorliegende Betrachtung wesentliche Anregungen.

Die beiden *Rattus*-Arten sind so ähnlich, daß sie hier zusammengefaßt werden. Ganz bewußt beschränke ich meinen Vergleich auf das zitierte Material, soweit nicht anders angegeben, teils weil die Merkmalsvariation innerhalb der behandelten Arten oder Gattungen nicht vollständig bekannt ist, teils weil der Umfang einzelner Arten (z. B. *Maxomys niviventer, Rattus rattoides, Bandicota-Arten)* noch unklar ist. Zur Abgrenzung s. Ellerman (1961) und Niethammer und Martens (1975).

Nach der Lebensweise zerfallen die Arten in zwei Gruppen: 1. *Rattus* und *Maxomys* oberirdisch lebend und in der Nahrung wenig spezialisiert. 2. *Bandicota* und *Nesokia,* in der Folge Bi, Bb, N zunehmend an subterrane Lebensweise angepaßt. *Nesokia* gräbt Gangsysteme wie die europäische *Arvicola terrestris,* erscheint kaum an der Erdoberfläche und verschließt die Baue fast stets mit Erdhügeln. Ihre Nahrung sind vermutlich ganz überwiegend unterirdische Pflanzenteile, in Pakistan nach Roberts (1977) hauptsächlich Wurzeln und Stengel des Grases *Eragrostis cynosurioides.* Auch im Habitus erinnert *Nesokia* stark an *Arvicola.* Demgegenüber stellt die Nahrung von *Rattus* und *Maxomys* weit geringere Ansprüche an die Molaren. Nach Magenanalysen Abes (1971) hatten diese Arten in Nepal überwiegend Samen, Beeren, Arthropoden und deren Larven gefressen.

Maxomys und *Rattus* galten bisher als nah verwandt und wurden noch von Ellerman (1961) in derselben Gattung vereint. Die Beziehungen zwischen *Bandicota* und *Nesokia* und zu anderen Muriden werden hingegen recht unsicher beurteilt. Misonne (1969) schließt sie seiner *Arvicanthis*-Gruppe an, da sie mit seiner *Rattus-Gruppe* sicherlich nicht näher verwandt seien.

Die folgenden Merkmalskomplexe werden hier behandelt:

1. Das Höckermuster der Molaren
2. Das Alveolenmuster der Molaren
3. Zahl und Gestalt der Gaumenfalten
4. Karyogramme

Material

Das zugrunde liegende Material ist aus Tab. 1 zu ersehen. Zum Teil habe ich es selbst in Afghanistan gesammelt, zum Teil erhielt ich es durch die Herren Prof. Dr. M. Farhat, Mesched, G. Kühnert, Rizal, Dr. G. Nogge, Bonn, Prof. Dr. J. Martens, Mainz, und Dr. C. Weisser, Heidelberg, aus dem Iran, aus Afghanistan und Nepal. Fräulein E. Kubath (1973) hat die Alveolenmuster von *Nesokia* ausführlich beschrieben. Herr Dr. H. Winking, Lübeck, fertigte ein Karyogramm von *Nesokia* aus Kabul an, Frau G. Scheben Fotos von Gaumenfalten. Ihnen allen möchte ich an dieser Stelle danken.

Tab. 1: Liste des untersuchten Materials. Die Zahlen geben die jeweils untersuchte Individuenzahl an. L: Angaben aus der Literatur wurden herangezogen.

Art	Molaren	Alveolen	Gaumenfalten	Karyogramme
Rattus rattus	10, L	L	4, L	10, L
Rattus rattoides	40	L	30, L	5, L
Maxomys eha	14	17	15	–
Maxomys niviventer	11	12	9	L
Bandicota indica	2	–	2	L
Bandicota bengalensis	10	7	–	L
Nesokia indica	30	70	11	1, L

Molaren

In der Terminologie folge ich Misonne (1969). Die hier auftretenden Bezeichnungen von Tuberkeln sind in Abb. 1 erklärt. Unterschiede zwischen den Arten sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Tab. 2: Auftreten (+) bzw. Fehlen (—) von Tuberkeln an den Molaren der hier betrachteten Muriden. ±: Tuberkel nur bei einigen Individuen vorhanden; red.: Tuberkel im Vergleich zu den anderen Arten verkleinert.

Art	t7 in M^1	t1 an M^2, M^3	t3 an M^2	Z an M_1, M_2	Sv an M_2, M_3	Cv an M_1, M_2
Rattus	—	+	±	+	+	+
Maxomys niviventer	—	+	—	+	—	±
Maxomys eha	—	+	—	+	—	—
Bandicota indica	+	+	—	+	+	±
Bandicota bengalensis	+	red.	—	—	+	—
Nesokia indica	+	—	—	—	±	—

Bandicota und vor allem *Nesokia* unterscheiden sich von *Rattus* und *Maxomys* dadurch, daß die Höckerreihen der Molaren in Querrichtung zunehmend zu Lamellen verschmelzen (vgl. Abb. 2 u. 7). Dies steht sicher mit der das Gebiß stärker beanspruchenden Nahrung der subterranen Formen in Zusammenhang. Die nicht in den Lamellen aufgehenden Tuberkel verschwinden in zunehmendem Maße. Alle Gattungen stimmen darin überein, daß am M_1 ein mesialer Tuberkel Sm fehlt.

Bewertet man die Unterschiede der Taxa aus Tab. 2 derart, daß die Differenz von + nach — mit 1, die von ± oder red. nach + oder — mit 1/2 gerechnet wird, ergeben sich die Abstände der Tab. 3. Diese wurden in das Dendrogramm der Abb. 8a umgesetzt.

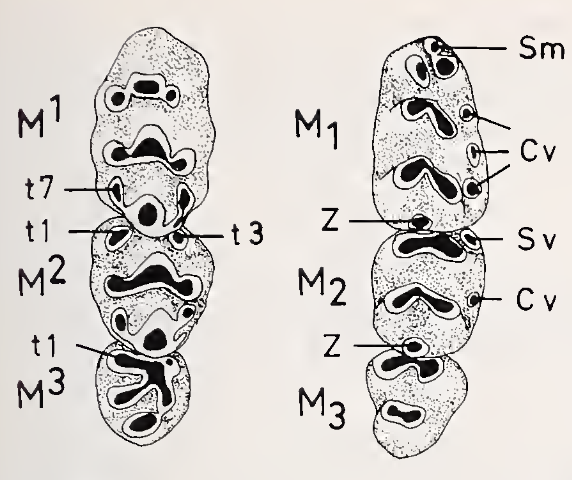


Abb. 1: Aufsicht auf die rechten oberen und rechten unteren Molaren von *Apodemus mystacinus*. Labialseite im Oberkiefer links, im Unterkiefer rechts. Nach Vorlage bei Misonne 1969. Bezeichnet sind die im Text erwähnten Tuberkel, zu deren Wiedergabe *A. mystacinus* gewählt wurde, weil diese Art im Gegensatz zu den hier untersuchten alle genannten Höcker besitzt.

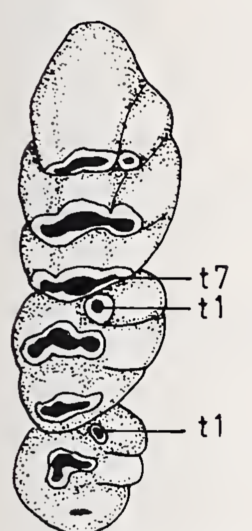


Abb. 2: Aufsicht auf die linke, obere Molarenreihe von *Bandicota indica* aus Kathmandu/Nepal. Labial ist rechts. Zu beachten die Tendenz zur Lamellenbildung und die Existenz von t7 an M^1, t1 an M^2 und M^3.

Tab. 3: Abstände zwischen den untersuchten Formen aufgrund der Molarenmorphologie in den Merkmalen der Tab. 2. Abkürzungen s. Einleitung.

	R	Bi	Bb	N	Mn	Me
R	x					
Bi	2	x				
Bb	4	2	x			
N	5	3	1	x		
Mn	2	2	4	4	x	
Me	2,5	2,5	3,5	3,5	0,5	x

Alveolenmuster

Angaben für *Rattus* finden sich u. a. bei Niethammer und Martens (1975), für *Nesokia* bei Kubath (1973). *Bandicota bengalensis* aus Nepal hat nach

7 Gewöllschädeln nahezu die für *Rattus* typische, in Abb. 5 dargestellte Konstellation. Abweichend davon hat M^1 aber in 4 Fällen nur 4 statt 5 Alveolen entsprechend Abb. 4 unten rechts. Die Alveolenmuster von *Maxomys* sind aus Tab. 4 in Verbindung mit Abb. 3 zu ersehen.

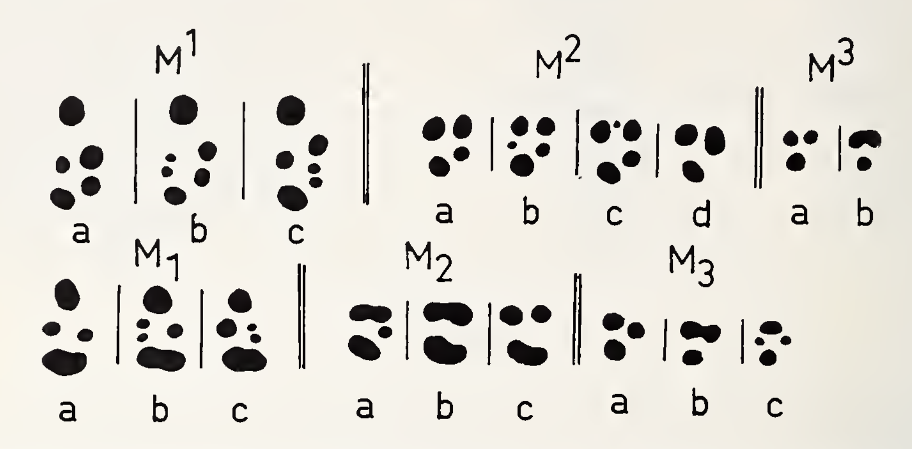


Abb. 3: Die bei *Maxomys niviventer* und *M. eha* aus Nepal festgestellten Alveolenvarianten. Ihre Häufigkeit ergibt sich aus Tab. 4. Dargestellt ist jeweils die rechte Seite.

Tab. 4: Alveolenmuster bei *Maxomys* aus Nepal. Die Varianten sind wie in Abb. 3 bezeichnet. Ihre absolute Häufigkeit ist angegeben. Ihre Summe kann zwischen den verschiedenen Molaren differieren

Art	M^1			M^2				M^3		M_1			M_2			M_3		
	a	b	c	a	b	c	d	a	b	a	b	c	a	b	c	a	b	c
M. niviventer	9	2	1	11	1	–	–	7	5	11	–	1	6	4	2	3	9	–
M. eha	15	–	1	11	3	1	1	13	2	14	2	1	16	1	–	11	4	2

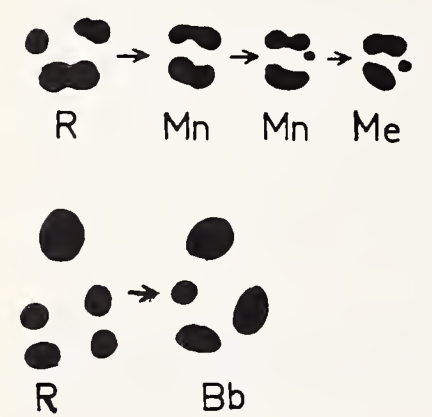


Abb. 4: Obere Reihe: Ableitung der Alveolenform, die für *Maxomys eha* (Me) typisch ist, aus der bei *Rattus* (R) üblichen über vor allem bei *Maxomys niviventer* (Mn) verwirklichten Zwischenstufen.

Untere Reihe: Links die für *Rattus* typische Alveolenform des M^1, rechts die bei *Bandicota bengalensis* (Bb) häufige Variante.

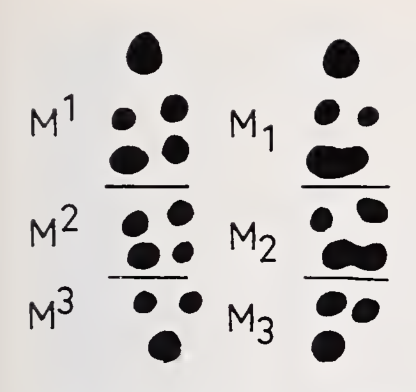


Abb. 5: Häufigste Alveolenform bei *Rattus rattus, R. norvegicus, R. rattoides* und *Nesokia indica*. Jeweils rechte Seite dargestellt.

Das in Abb. 5 dargestellte Muster gibt die häufigsten Varianten bei *Rattus* und *Nesokia* wieder. Beide unterscheiden sich nur unwesentlich. *Bandicota bengalensis* scheint von ihnen etwas stärker durch die Tendenz zur Vereinigung der lingualen Alveolen an M^1 abzuweichen, doch ist dies an mehr Material noch zu sichern. *Maxomys* hat sich von der Norm offenbar vor allem mit M_2 und M_3 entfernt. Die für *Rattus* typische Form c an M_2 ist noch bei 2 *M. niviventer* verwirklicht. Meist ist aber das orale Wurzelpaar vereinigt (a und b) oder eine labiale Nebenwurzel hinzugetreten (a). Damit wird die für *Rattus* typische Wurzelzahl sekundär wieder erreicht. Der durch Zwischenformen belegte Übergang von c nach a ist in Abb. 4, oben dargestellt. M_3 hat sich wahrscheinlich entsprechend verändert, doch ist das hier weniger deutlich erkennbar. *Maxomys eha* unterscheidet sich hier von *Rattus* wesentlich stärker als *M. niviventer*.

Insgesamt ist im Alveolenmuster die Lücke zwischen *Maxomys* und den übrigen Arten am größten. Unter diesen weicht *Bandicota* stärker ab. Daraus folgt das Dendrogramm der Abb. 8 b.

Gaumenfalten

Eisentraut (1976) hat die Gaumenfalten der Säugetiere vergleichend beschrieben und damit die Grundlage auch für die hier angestellte Betrachtung geschaffen. Er vergleicht für fast 50 Muridenarten, unter ihnen auch *Rattus rattus, R. norvegicus, R. rattoides* und *R. argentiventer* die Zahlen ante- und intermolarer Falten und die Verteilung unterbrochener bzw. durchgehender Falten. Als Besonderheit sind bei *Rattus* die ersten 3 (seltener 2) intermolaren Falten geknickt. Anders als z. B. bei *Mus* oder *Apodemus* tragen die kaudaleren intermolaren Gaumenfalten aller hier behandelten Arten orad gerichtete Hornpapillen, die auch bei alten Tieren mit stark abgekauten Molaren noch gut erkennbar sind.

Auskunft über variable Parameter der Gaumenfalten geben die Tab. 5–8. Je ein Beispiel für R, Bi, N, Mn und Me ist in den Abb. 6 und 7 wiedergegeben.

Tab. 5: Nummer der oralsten, papillentragenden Falte bei den verglichenen Arten. Die Gaumenfalten werden von der oralsten, antemolaren Falte beginnend caudad abgezählt.

Art	Gaumenfaltennummer 3	4	5
Rattus rattus und *R. rattoides*	22	12	–
Bandicota indica	1	1	–
Nesokia indica	2	8	–
Maxomys niviventer	–	9	2
Maxomys eha	–	2	13

Alle verglichenen Arten haben 2 papillenfreie, durchgehende antemolare Falten. Intermolar treten bei R, Bi und N gewöhnlich 5, bei Mn und Me 6 Falten auf.

Tab. 6: Unterbrochene intermolare Falten bei den hier betrachteten Muriden-Arten

Art	n	davon unterbrochen Gaumenfaltennummer					
		3	4	5	6	7	8
Rattus	34	31	18	17	34	0	fehlt
Bandicota indica	2	2	2	2	2	1	fehlt
Nesokia indica	11	11	11	8	7	0	fehlt
Maxomys niviventer	9	9	9	9	5	8	0
Maxomys eha	15	15	15	15	13	14	3

Nun einige Bemerkungen zu den Arten:

Rattus: Von 35 Tieren haben 33 fünf intermolare Falten. In je einem weiteren Fall war eine zusätzliche Falte nur einseitig bzw. symmetrisch angelegt. Wann eine Falte als unterbrochen zu werten ist, kann in manchen Fällen strittig sein (vgl. Abb. 6a). Nach Tab. 6 variieren die Verhältnisse innerartlich beträchtlich. 26 Ratten haben an den Falten 3–5 die bezeichnende Hakenform, 8 nur an den Falten 4 + 5, eine nur an 3 + 5.

Bandicota indica: Die Falten 4–6 sind schräger gestellt als bei *Rattus* (Abb. 6b). Sonst stimmen beide gut überein, unter anderem darin, daß auch bei *Bandicota indica* die Falten 3–5 deutlich geknickt sind.

Nesokia indica: Kleine quantitative Unterschiede zu *Rattus* sind in den Tab. 5 und 6 zu ersehen. Haken wie bei *Rattus* und *Bandicota* üblich habe ich nur andeutungsweise bei 3 von 11 Tieren an der 3., bei 4 von 11

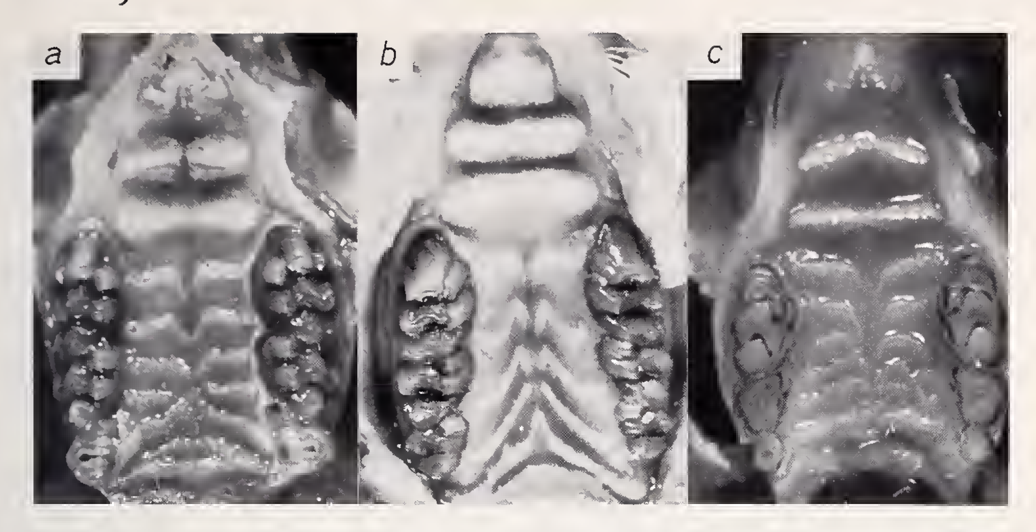


Abb. 6: Gaumenfalten bei *Rattus rattoides* aus Kabul/Afghanistan (a), *Bandicota indica* aus Kathmandu/Nepal (b) und *Maxomys eha* aus Nepal (c).

an der 4. Gaumenfalte festgestellt. Durch die breiten Molaren ist der Gaumen im Vergleich zu *Rattus* eingeengt. Das mag zur Verkürzung der Falten und zum Fortfall von den Haken geführt haben, die an dem Beispiel in Abb. 7a ganz fehlen.

Maxomys niviventer: Die im Vergleich zu *Rattus* zusätzlich auftretende Gaumenfalte ist offenbar zwischen die Nr. 6 und 7 von *Rattus* eingeschoben (Abb. 7b). Anders als bei den übrigen Arten sind die Seiten der letzten Falte und in geringerem Maße auch der vor- und drittletzten Falte papillenfrei. Die Tendenz zu geknickten Falten ist größer als bei *Nesokia,* aber geringer als bei *Rattus* und *Bandicota* (s. Abb. 7b, Tab. 7).

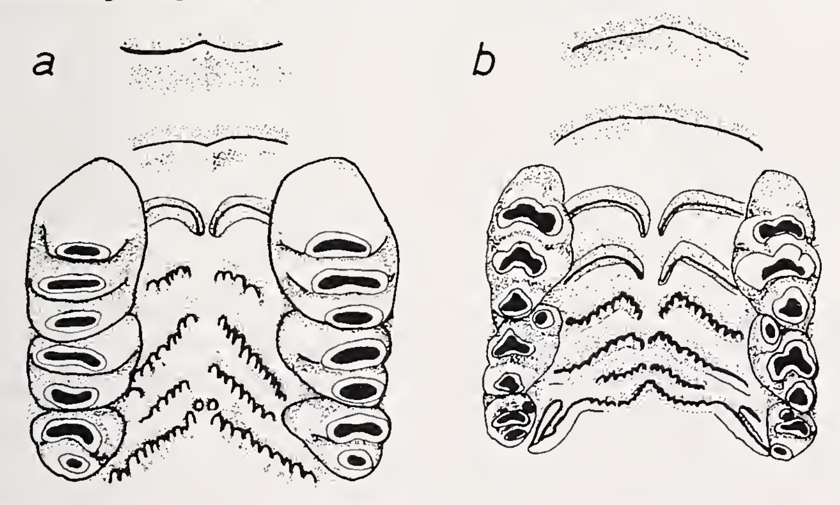


Abb. 7: Gaumenfalten und Molaren bei *Nesokia indica* aus Kabul/Afghanistan (a) und *Maxomys niviventer* aus Nepal (b). Zu beachten bei *Nesokia* der im Vergleich zu *Maxomys* verengte intermolare Raum, die extreme Lamellenbildung an den Molaren und das Fehlen von t1 an M^2 und M^3.

Maxomys eha: Ähnlich *M. niviventer,* aber mit stärkerer Tendenz zur Bildung zusätzlicher Falten. So ist Falte 7 gewöhnlich vollständiger (Vgl. Abb. 6c mit 7b), und in 4 der 15 Fälle bestehen Ansätze zur Ausbildung einer 7. intermolaren Falte. Außenseiten der letzten Falten gewöhnlich mit Papillen besetzt.

Tab. 7: Auftreten der für *Rattus* typischen Haken an intermoralen Gaumenfalten bei *Maxomys.* Abgrenzung bisweilen subjektiv, da Übergänge zwischen Bögen und Knicken fließend.

Art	n	davon Knicke an Falte Nr.			
		3	4	5	6
Maxomys niviventer	9	0	3	7	5
Maxomys eha	9	0	2	4	2

Eine Zusammenfassung des Vergleichs gibt Tab. 8. Danach sind R und Bi sowie Me und Mn recht ähnlich. N steht zwischen den beiden Gruppen, tendiert aber wohl mehr nach R + Bi. Das führt zum Dendrogramm in Abb. 8c.

Tab. 8: Vereinfachte Übersicht variabler Parameter der Gaumenfaltenmuster. +: Tendenz zu höherer, —: Tendenz zu niedrigerer Nummer.

Art	Zahl intermol. Falten	Papillen ab Falte Nr.	Falten Nr. 3—5 geknickt	unterbrochene Falten (Nummern)
Rattus	5	3—4	fast stets	3+6 stets, 4+5 oft
Bandicota indica	5	3—4	stets	3—6 stets
Nesokia indica	5	4—	selten	3+4 stets, 5+6 meist
Maxomys niviventer	6—	4+	öfter	3—5 stets, 6+7 meist
Maxomys eha	6+	5—	bisweilen	3—5 stets, 6+7 meist

Karyogramme

Zu den Karyogrammen von *Rattus* s. Niethammer (1975) und Niethammer und Martens (1975). Die Angaben über *Maxomys niviventer* stammen aus Markvong et al. (1973) und stützen sich auf Material aus Thailand. Die Daten über *Bandicota indica, B. bengalensis* und *Nesokia indica* entsprechen den Nr. 374, 375 und 425 in Hsu und Benirschke (1974, 1975). Abweichende Karyogramme für Bi und Bb haben Markvong et al. (1973) und Matthey (1973) angegeben. Sie werden hier nicht berücksichtigt. *Nesokia indica* aus Kabul hat 8 Paare kleiner, nicht telozentrischer Autosomen.

Eine Übersicht gibt Tab. 9. Danach erscheint Mn am stärksten isoliert. Bi und Bb stimmen gut überein, N weicht etwas mehr mit den variablen Y ab, R noch mehr mit telozentrischem X. Das ergibt das Dendrogramm Abb. 8 d.

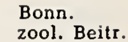
Tab. 9: Merkmale der Karyogramme der hier behandelten Muriden-Arten.
t = telozentrisch, s = subtelozentrisch, m = meta- oder submetazentrisch.

Art	2n	X	Y	Autosomen (Paare)
Rattus s. str.	42	groß, t	klein bis mittelgroß, t	7 kleine Paare m, Rest vorwiegend t, einige s
Bandicota indica	42	groß, m	mittelgroß, m	6 kleinere m, 5 s, 9 t
Bandicota bengalensis	42	groß, m	mittelgroß, m	6 kleinere m, 2 s, 12 t
Nesokia indica	42	groß, m	mittelgroß, polymorph m oder t	7 kleinere m, 13 t
Maxomys niviventer	46	groß, t	klein, t	3 kleine m, 3 große m, 1 großes t, 15 t

Diskussion

Vergleicht man die Dendrogramme in Abb. 8 a–d, so lassen sie als Gemeinsamkeit einen relativ großen Abstand zwischen den beiden *Maxomys*-Arten und den übrigen Formen erkennen. Diese aber treten in so wechselnden Beziehungen zueinander auf, daß eine bestimmte Aufzweigungsfolge zwischen ihnen nicht begründet werden kann, dies nicht zuletzt, weil einige Wissenslücken bestehen (so über Alveolenmuster bei Bi, über Gaumenfalten bei Bb). Daraus ergibt sich das mit einigen Fragezeichen versehene Dendrogramm Abb. 8 e. Aber auch dies eingeschränkte Ergebnis ist wichtig, weil es der bisherigen Anschauung widerspricht, *Bandicota* und *Nesokia* stünden der Gattung *Rattus* fern.

Meiner Ansicht nach haben sich *Bandicota* und *Nesokia* durch Einpassung in eine abweichende Nische (subterrane Lebensweise) in einer Anzahl von Merkmalen rasch vom gewohnten Muridentyp entfernt. Karyogramm, Gaumenfalten und Alveolen wurden davon vermutlich weniger berührt als die Molarenoberfläche und weisen gemeinsam auf *Rattus* als einen nahen Verwandten hin. Gerade in diesen neutralen Merkmalen hat sich bei konservativer Lebensweise *Maxomys* von *Rattus* weiter entfernt. Daraus ist zu schließen, daß *Maxomys* bereits vor *Nesokia* und *Bandicota* von dem mit *Rattus* gemeinsamen Stamm abzweigte.



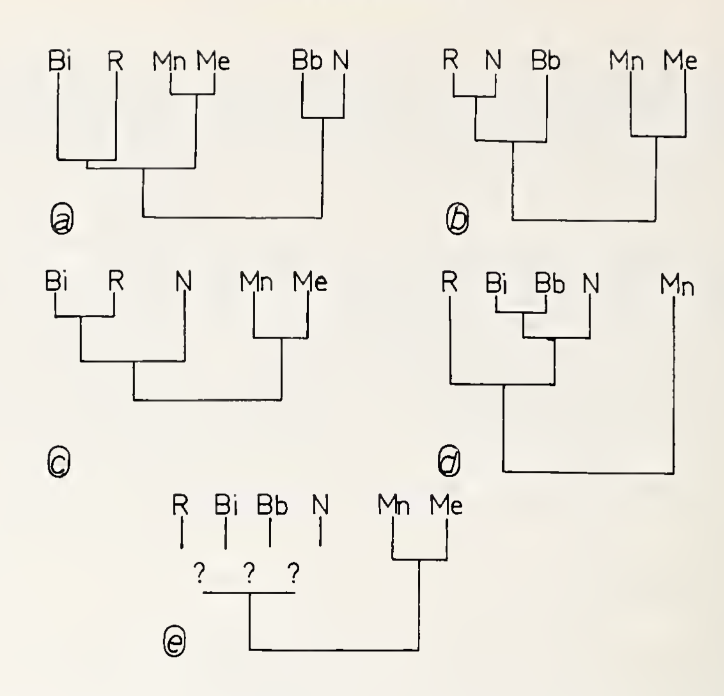


Abb. 8: Dendrogramme nach unterschiedlichen Merkmalskomplexen für die folgenden Arten: Bb *Bandicota bengalensis,* Bi *Bandicota indica,* Me *Maxomys eha,* Mn *Maxomys niviventer,* N *Nesokia indica,* R *Rattus rattoides* + *R. rattus.*

a aufgrund der Molarenmorphologie; b nach den Alveolenmustern; c nach den Gaumenfalten; d nach den Karyogrammen; e Gesamtwertung.

Alle hier behandelten Arten bilden aber offenbar innerhalb der Muriden eine engere Verwandtschaftsgruppe, deren Abstand zu *Mus* oder *Apodemus* zum Beispiel weit größer als untereinander sein dürfte. Es sollte danach möglich sein, auch für die Gesamtheit der Muriden mit einfachen Mitteln ein relativ gut begründetes und differenziertes Dendrogramm zwischen den Gattungen zu rekonstruieren. Die umfassende Bearbeitung weiterer Merkmalskomplexe ist aber eine wichtige Voraussetzung.

Die verschiedenen Dendrogramme wurden hier recht subjektiv begründet. Ich wollte daher zunächst versuchen, sie entweder nach den Methoden der numerischen Taxonomie oder nach dem Hennigschen Schlußverfahren abzuleiten. Beides habe ich unterlassen, vor allem aus folgenden Gründen:

Die numerische Taxonomie verzichtet bewußt auf eine Bewertung von Merkmalen. Ein solcher Verzicht schien mir aber im vorliegenden Fall nicht möglich. So sind bei den Molarentuberkeln homodyname Wiederholungen zu berücksichtigen. Reines Zählen der Alveolen hätte den Unterschied zwischen *Rattus* und *Maxomys* verdeckt, die 1. papillentragende Gaumenfalte muß im Zusammenhang mit der Gesamtzahl der Falten bewertet werden.

Bei der Rekonstruktion von Aufzweigungsfolgen müssen plesio- und apomorphe Merkmalszustände unterschieden werden. Mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit kann die Zahl 6 intermolarer Gaumenfalten bei *Maxomys* gegenüber 5 bei *Rattus* als synapomorph gewertet werden, ebenso die gemeinsame andersartige Alveolenkonstellation an M_2. Die Haken an intermolaren Gaumenfalten sind möglicherweise eine Synapomorphie der gesamten Gruppe. Aber gerade für die Begründung einer Aufzweigungsfolge zwischen den Gattungen habe ich bei den vorliegenden Merkmalen keine Synapomorphien finden können.

Zusammenfassung

Für die Arten *Rattus rattus, R. rattoides, Maxomys niviventer, M. eha, Bandicota indica, B. bengalensis* und *Nesokia indica* wurde versucht, Dendrogramme nach den folgenden Merkmalskomplexen abzuleiten: 1. Morphologie der Molarenoberfläche, 2. Alveolenmuster, 3. Gaumenfalten, 4. Karyogramme. Die vier Dendrogramme wurden zur Beurteilung der stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen diesen Arten herangezogen (Abb. 8 e). Danach sind entgegen früherer Ansicht die Gattungen *Bandicota* und *Nesokia* mit *Rattus* enger verwandt, enger noch als *Rattus* mit *Maxomys*, die früher zur gleichen Gattung gerechnet wurden.

Summary

Dendrograms of relations between the following species were constructed: *Rattus rattus* and *R. rattoides, Maxomys niviventer, M. eha, Bandicota indica, B. bengalensis,* and *Nesokia indica.* They were derived from 1. molar tubercle pattern, 2. pattern of molar alveoles, 3. palatal ridges, 4. karyograms. From these four dendrograms a tentative phylogram (fig. 8 e) was derived. According to this *Bandicota* and *Nesokia* are closely related to *Rattus,* even closer than *Rattus* and *Maxomys,* formerly included in the same genus.

Literatur

Abe, H. (1971): Small Mammals of Central Nepal. J. Fac. Agriculture Hokkaido Univ. 56: 367–423.

Eisentraut, M. (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. Bonn. Zool. Monogr., Nr. 8: 214 pp.

Ellerman, J. R. (1961): Mammalia (Sec. Ed.) Vol. 3 Rodentia Part 2 in Roonwal, M. L. (Ed.), The Fauna of India. Calcutta, 884 pp.

Hsu, T. C., and K. Benirschke (1973, 1974, 1975): An Atlas of Mammalian Chromosomes, Vol. 7, 8, 9. Berlin, Heidelberg, New York.

Kubath, E. (1973): Das Alveolenmuster der Pestratte, *Nesokia indica.* Unveröff. Staatsexamensarbeit Bonn. 41 pp.

Markvong, A., J. Marshall, and A. Gropp (1973): Chromosomes of Rats and Mice of Thailand. Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 25: 23–32.

Matthey, R. (1973): The Chromosomes of Non-Eutherian Mammals. In: Chiarelli, A. B., and Capanna, E. (Ed.), Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. London and New York: 485–616.

Misonne, X. (1969): African and Indo-Australian Muridae Evolutionary Trends. Mus. Roy. Afrique Centrale – Tervuren, Belgique Ann. – Ser. IN-8° – Sci. Zool. 172, 219 pp.

Niethammer, J. (1975): Zur Taxonomie und Ausbreitungsgeschichte der Hausratte *(Rattus rattus)*. Zool. Anz. 194: 405–415.

— und J. Martens (1975): Die Gattungen *Rattus* und *Maxomys* in Afghanistan und Nepal. Z. Säugetierk. 40: 325–355.

Roberts, T. J. (1977): The Mammals of Pakistan. London & Tonbridge, 361 pp.

Anschrift des Autors: Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zool. Inst. der Universität, Poppelsdorfer Schloß, 5300 Bonn.